ACTA PARASITOLOGICA POLONICA
VOL. VI WARSZAWA, 15. VI. 1958 FASC. 14

Z Pracowni Parazytologii Ogólnej Zakładu Parazytologii PAN
Kierownik Zakładu: prof. dr Witold Stefański, Członek PAN
Kierownik Pracowni: prof. dr Włodzimierz Michajłow

Włodzimierz MICHAJŁOW

Stosunki międzygatunkowe w parazytocenozach niektórych widłonogów *(Copepoda)*

I. Eksperymentalne koinwazje larw tasiemców *Triaenophorus lucii* (Müll.) i *Drepanidotaenia lanceolata* (Bloch)

Interspecies relations in parasitocoenoses of some copepods *(Copepoda)*
I. Experimental coinvasions of larvae o fthe tapeworms *Triaenophorus lucii* Müll.) and *Drepanidotaenia lanceolata* (Bloch)

Stosunki wewnątrzgatunkowe w populacjach larw tasiemców, pasożytujących w jamie ciała *Copepoda*, przebadane zostały dotychczas na przykładzie procerkoidów *Triaenophorus lucii* (Michajłow, 1953) oraz cerkocyst *Drepanidotaenia lanceolata* (Kisielewska, 1957). Podobne badania nad jednym ze składników parazytocenozy niektórych *Copepoda* — pierwotniakami, pasożytującymi w ich jelicie, przeprowadzone zostały na przykładzie wiciowca *Astasia cyclopis* Michajłow, 1957 (Michajłow, 1957). Wyjaśnienie stosunków i zależności, zachodzących w jednogatunkowych populacjach określonych pasożytów, pozwala na zbadanie zjawisk zachodzących w żywicielach opanowanych przez kilka spośród tych gatunków pasożytów na raz, na podjęcie prób wyjaśnienia stosunków wzajemnych pomiędzy populacjami reprezentującymi te gatunki jednocześnie w organizmie żywiciela.

Praca niniejsza jest pierwszą z zamierzonej serii badań na ten temat. Ograniczono się w niej do dwu gatunków tasiemców odległych od siebie w systemie, należących do dwu rzędów *Cestoda* — a mianowicie *Pseudophyllidea (Triaenophorus lucii)* i *Cyclophyllidea (Drepanidotaenia lanceolata)*. Ich cykle rozwojowe przebiegają w sposób odmienny i prowadzą przez różnych żywicieli, którymi są w przypadku *T. lucii* widłonogi (pierwszy żywiciel pośredni), ryby (drugi żywiciel pośredni) i ryby drapieżne (żywiciel ostateczny), w przy-

padku zaś *D. lanceolata* — widłonogi (żywiciel pośredni) i gęś domowa (żywiciel ostateczny). Zarodki tych tasiemców znajdują się jednak w podobnych warunkach ekologicznych (zbiorniki wodne) w krótkim okresie życia swobodnego, zaś żywicielami pośrednimi mogą być te same gatunki *Copepoda*. Zetknięcie się więc postaci larwalnych obu tych gatunków tasiemców w warunkach naturalnych jest prawdopodobne, zaś wspólne przebywanie w jamie ciała żywiciela pośredniego jest jedynym okresem, gdy gatunki te mogą wywierać na siebie wpływ, gdy mogą się pomiędzy nimi kształtować bezpośrednie stosunki międzygatunkowe.

W dalszym ciągu zamierzone jest zbadanie stosunków wzajemnych w parazytocenozie pomiędzy populacjami pasożytów reprezentujący zarówno organizmy bliżej spokrewnione [np. *Triaenophorus lucii* (Müll.) i *T. crassus* Forel, *T. lucii* i *Diphyllobothrium latum* (L.)], jak należące do zupełnie odmiennych grup (np. larwy tasiemców i pasożyt jelita *Copepoda* — *Astasia cyclopis*).

Materiał i metoda

Doświadczenia przeprowadzono w miesiącach kwietniu i maju w latach 1955, 56 i 57. To, że były one wykonywane w tej samej porze roku (wiosną), jest o tyle ważne, że wyklucza w dużym stopniu wahania ekstensywności i intensywności inwazji, występujące w związku ze zmianą pór roku na skutek działania czynników fenologicznych, które, jak wykazano w odniesieniu do *D. lanceolata* (Kisielewska, 1957, mają określony wpływ na przebieg inwazji. Koracidia *T. lucii* pochodziły z jajeczek wydobytych z dojrzałych okazów tasiemców znajdowanych w jelitach szczupaków sprzedawanych na rynku w Warszawie. Jajeczka hodowane były w warunkach zapewniających wysoką inwazyjność larw (Guttowa, 1955—6). Jajeczka *D. lanceolata* pochodziły z tasiemców wydobytych z jelit gęsi w Lublinie bądź w gospodarstwie rolnym Nacpolsk (pow. Płońsk). *Copepoda* używane do doświadczeń łowione były w zbiornikach wodnych okolic Warszawy. Brano pod uwagę dwa gatunki widłonogów — *Cyclops strenuus strenuus* Fischer i *Cyclops vicinus* Ulj. Pierwszy z tych gatunków jest jednym z głównych żywicieli pośrednich zarówno *T. lucii* (Michajłow, 1932), jak i *D. lanceolata* (Kisielewska, 1955—6). Jest nim również w stosunku do *T. lucii C. vicinus* Ulj. (Michajłow, 1932, 1953), który, jak się okazało w toku badań, zaraża się silnie także larwami *D. lanceolata*. Pozwala to traktować wyniki doświadczeń wyłącznie z punktu widze-

nia wzajemnych stosunków między pasożytami, wchodzącymi w skład układu „żywiciel-pasożyt" o znanej specyficzności.

W badaniach chodziło o: 1. Ustalenie możliwości koinwazji równoczesnej i następczej obu pasożytów; 2. Stwierdzenie istnienia i charakteru stosunków pomiędzy populacjami obu gatunków pasożytów, rozwijającymi się w tym samym żywicielu w wyniku koinwazji. Pierwszemu celowi służyła obserwacja okazów pochodzących z masowo zarażanych hodowli *Copepoda*, których przeprowadzono dziewięć. Dla obserwacji rozwoju poszczególnych populacji pasożytów w jamie ciała oczlików prowadzono hodowle indywidualne zarażonych okazów i wielokrotnie oglądano te same okazy pod mikroskopem. Hodowli indywidualnych przeprowadzono łącznie 228. Równolegle prowadzono hodowle kontrolne, zarażając *Copepoda* jednym z badanych gatunków pasożytów. Wyniki porównywano także z obfitymi danymi dotyczącymi tych gatunków widłonogów i tasiemców z odpowiednich publikacji (Michajłow, 1953; Kisielewska, 1957).

I. Możliwość i przebieg koinwazji *T. lucii* i *D. lanceolata*

Ze względu na pewne różnice w wynikach dotyczących *C. vicinus* Ulj. i *C. strenuus strenuus* Fischer zostaną one omówione osobno.

1. Koinwazje *C. vicinus* Ulj.

Do doświadczeń używane były dorosłe okazy oczlików, niekiedy kopepodity V.

a. Koinwazje równoczesne

W kilku hodowlach oczlików zastosowano koinwazję równoczesną, czyli *Copepoda* kontaktowano w ciągu doby z koracidiami *T. lucii* i jajeczkami *D. lanceolata*. Wyniki 3 serii były na ogół podobne. Przykładowo dla jednej hodowli złożonej z 28 okazów były one następujące: *T. lucii:* ekstensywność inwazji 96,5, wahania intensywności od 1 do 8, średnia intensywność — 4. *D. lanceolata:* ekstensywność inwazji — 96,5%, wahania intensywności od 1 do 7, średnio — 2,5. Ekstensywność koinwazji *(T. lucii + D. lanceolata)* — 93%, wahania intensywności od 3 do 10, średnia intensywność — 5,5.

b. Koinwazje następcze

Koinwazje następcze stosowano w dwóch zasadniczych kombinacjach: 1. Najpierw zachodziła inwazja *T. lucii*, później *D. lanceolata*

i 2. Odwrotnie. Przy inwazji 22 okazów oczlików najpierw larwami *T. lucii*, zaś po jednym dniu — *D. lanceolata* uzyskano następujące wyniki. *T. lucii:* ekstensywność inwazji — 100%, wahania intensywności od 1 do 8, średnio — 4,2. *D. lanceolata:* ekstensywność inwazji — 100%, wahania intensywności od 3 do 11, średnio — 5,1. Ekstensywność koinwazji — 100%, wahania intensywności od 6 do 15, średnio — 8,8. Przy inwazji 15 okazów oczlików najpierw larwami *T. lucii*, zaś po 4 dniach — *D. lanceolata* uzyskano następujące wyniki: *T. lucii:* ekstensywność inwazji — 100%, wahania intensywności od 1 do 9, średnio — 4. *D. lanceolata:* ekstensywność inwazji — 20%, wahania intensywności od 2 do 3, średnio — 2,5. Ekstensywność koinwazji — 20%, wahania intensywności od 4 do 11, średnio — 8.

W 4 przypadkach oczliki, mające w jamie ciała od 2 do 5 rozwiniętych procerkoidoów *T. lucii* (10 dzień po inwazji), zarażone *D. lanceolata* miały na drugi dzień od 2 do 4 larw tego tasiemca w jamie ciała.

Przy inwazji 23 okazów oczlików najpierw *D. lanceolata*, zaś po jednym dniu — *T. lucii* uzyskano następujące wyniki. *D. lanceolata:* ekstensywność inwazji 91,3%, wahania intensywności od 1 do 14, średnio — 6. *T. lucii:* ekstensywność inwazji — 95,7%, wahania intensywności od 1 do 13, średnio — 6,4. Ekstensywność koinwazji — 89,6%, wahania intensywności od 4 do 22, średnio — 12,7.

Przy inwazji 20 okazów oczlików najpierw *D. lanceolata*, zaś po pięciu dniach — *T. lucii* wyniki były następujące: *D. lanceolata* ekstensywność inwazji — 87%, wahania intensywności od 2 do 14, średnio — 8. *T. lucii:* ekstensywność inwazji — 87%, wahania intensywności od 1 do 12, średnio — 7,4. Ekstensywność koinwazji — 71,4%, wahania intensywności od 6 do 22, średnio — 15.

W 3 przypadkach oczliki, mające w jamie ciała 2—3 ukształtowane cerkocysty *D. lanceolata* (15 dzień po inwazji), zarażane larwami *T. lucii*, miały na drugi dzień 3 do 6 larw tego tasiemca w jamie ciała.

Jeśli potraktujemy łącznie wszystkie przypadki koinwazji równoczesnej i następczej, uzyskamy następujące wyniki. *T. lucii:* ekstensywność inwazji od 87% do 100%, wahania średniej intensywności od 4 do 7,4. *D. lanceolata:* ekstensywność inwazji od 20% do 100%, wahania średniej intensywności od 2,5 do 8. Ekstensywność koinwazji od 20% do 100%, wahania średniej intensywności od 5,5 do 15.

W hodowlach kontrolnych ekstensywność inwazji *D. lanceolata* wynosiła 90%, wahania intensywności od 1 do 14, średnio — 6; ekstensywność inwazji *T. lucii* wynosiła 100%, intensywność wahała się od 2 do 17, wynosząc średnio 6,2. Badania *T. lucii* na podobnym materiale (Michajłow, 1953) dały dla 938 okazów *C. vicinus* ekstensywność około 100%, średnią intensywność inwazji dla różnych serii od 6,5 do 9.

2. Koinwazje *Cyclops strenuus strenuus* Fischer

W stosunku do tego żywiciela stosowano wyłącznie koinwazje równoczesne *T. lucii* i *D. lanceolata*.

Dla 50 okazów oczlików, pochodzących z różnych naturalnych zbiorników okolic Warszawy, wyniki były następujące. *T. lucii:* ekstensywność inwazji — 100%, wahania intensywności od 1 do 37, średnio — 6,3. *D. lanceolata:* ekstensywność inwazji — 100%, wahania intensywności od 1 do 46, średnio 8. Ekstensywność koinwazji — 100%, wahania intensywności od 4 do 49, średnio — 14.

W hodowlach kontrolnych ekstensywność inwazji *T. lucii* wynosiła 100%, intensywność wahała się od 1 do 12, średnio — 6; ekstensywność inwazji *D. lanceolata* wynosiła 100%, intensywność wahała się od 2 do 10, wynosząc średnio 4,5. W stosunku do *D. lanceolata* Kisielewska (1957) stwierdziła 100% ekstensywność inwazji *C. strenuus strenuus* i średnią intensywność — 8,5.

Zupełnie niespodziewane wyniki uzyskano, zarażając w 1957 r. okazy (łącznie 70) *C. strenuus strenuus* Fischer, pochodzące z dużych glinianek na Woli i morfologicznie niemal nie różniące się od okazów tego gatunku z innych zbiorników. Przy koinwazji równoczesnej *T. lucii* i *D. lanceolata* były one następujące. *T. lucii:* ekstensywność inwazji — 40%, wahania intensywności od 1 do 4, średnio 1,4. *D. lanceolata:* ekstensywność inwazji — 35,7%, wahania intensywności 1 do 5, średnio — 2,1. Ekstensywność koinwazji — 15,7%, wahania intensywności od 2 do 6, średnio — 4. W hodowlach kontrolnych odpowiednie dane były następujące: *T. lucii:* ekstensywność inwazji — 40%, wahania intensywności od 1 do 3, średnio — 1,5. *D. lanceolata:* ekstensywność inwazji — 40%, wahania intensywności od 1 do 5, średnio — 2,3.

Jak widać z powyższego, odpowiedzialny za słabą inwazję łączną i rozłączną obu gatunków tasiemców jest tu niewątpliwie żywiciel. Tymczasem *C. strenuus strenuus* Fischer z innych zbiorników

jest bezspornie głównym żywicielem pośrednim obu badanych tasiemców. W związku z tym można sądzić, że mamy tu do czynienia z lokalną „formą" *C. strenuus strenuus* Fischer o swoistych właściwościach fizjologicznych, ujawniających się przy użyciu pewnego rodzaju wskaźnika parazytologicznego. „Forma" ta nie tylko trawi znaczną część larw obu tasiemców (co stwierdzono notując w jej jelicie po inwazji liczne luźne haczyki embrionalne), ale też te spośród larw, które się dostają do jej jamy ciała, nie rozwijają się całkiem normalnie (o czym będzie jeszcze mowa niżej). Choć więc *C. strenuus strenuus* Fischer należy do V grupy żywicieli (Michajłow, 1932) dla obu tasiemców, jest ich głównym żywicielem pośrednim, pewne jego lokalne „formy" w określonych warunkach ekologicznych mogą widocznie odgrywać rolę żywiciela należącego do grupy II. Sprawa ta wymaga dalszych badań. Jeśliby dotychczasowe obserwacje potwierdziły się także w odniesieniu do innych gatunków *Copepoda* i tasiemców oraz innych warunków ekologicznych, należałoby w przyszłości przy ustalaniu charakterystyki układów „żywiciel-pasożyt" (grupa żywicieli, ich określenie jako głównych lub pomocniczych) brać pod uwagę nie tylko gatunek widłonoga, ale też — obok jego płci, postaci rozwojowej (wieku), pory występowania — także ewentualnie jego, jeśli tak można powiedzieć, ekoformę parazytologiczną. Ze względu na to, że poruszona wyżej sprawa wykracza poza problem stosunków pomiędzy składnikami parazytocenozy żywicieli, przy omawianiu możliwości koinwazji eksperymentalnych dane dotyczące *C. strenuus strenuus* Fischer z glinianek na Woli nie zostały wzięte pod uwagę, choć — jak można stwierdzić z przytoczonych wyżej danych — koinwazja jest możliwa także w przypadku żywiciela pomocniczego tego typu, zaś jej ekstensywność i intensywność nieznacznie się różnią od obserwowanych w hodowlach kontrolnych.

Z przytoczonych wyżej zestawień dotyczących pierwszego etapu koinwazji *T. lucii* i *D. lanceolata* w obu głównych żywicielach pośrednich tych tasiemców — *C. vicinus* Ulj. i *C. strenuus strenuus* Fischer można wyciągnąć wnioski następujące:

1. Koinwazje — zarówno równoczesne jak i następcze, i to niezależnie od ich kolejności i odstępów czasu pomiędzy pierwszą i drugą inwazją, są zawsze możliwe.

2. Ekstensywność inwazji każdego z obu gatunków tasiemców przy koinwazjach w badanych kombinacjach, oraz ekstensywność koinwazji obu gatunków łącznie, nie różnią się w sposób istotny od kontrolnych dla obu gatunków żywicieli. Stwierdzony w jednej serii spadek ekstensywności inwazji *D. lanceolata* (do 20%) w czwartym dniu po inwazji *T. lucii* może mieć charakter przypadkowy, bądź zależał on od stanu użytych do doświadczenia jajeczek (pochodzących od jednego okazu tasiemca i użytych wyjątkowo w 7 dniu po wydobyciu z niego, kiedy mógł już wcześniej wystąpić spadek inwazyjności zarodków).

3. Przy równoczesnej koinwazji *T. lucii* i *D. lanceolata* w *C. vicinus* większa intensywność inwazji pierwszego gatunku może się tłumaczyć ruchliwością jego urzęsionych larw.

4. Łączna intensywność zarażenia przy koinwazji równoczesnej *C. vicinus* jest nieco niższa od intensywności inwazji każdego gatunku tasiemców w kontroli. U *C. strenuus strenuus* jest ona wyższa niż u *C vicinus* i wyższa niż w kontroli. Chodzi tu zapewne o jakieś różnice w zachowaniu się obu żywicieli przy pobieraniu pokarmu.

5. Łączna intensywność zarażenia u *C. vicinus* jest na ogół wyższa przy koinwazjach następczych w różnych kombinacjach (zwłaszcza gdy pierwszeństwo ma inwazja *D. lanceolata*) niż przy koinwazji równoczesnej, a niekiedy nawet niż w kontroli. Tłumaczy się to zapewne tym, że oczliki pożerają jednorazowo niezbyt dużą liczbę larw i jaj, zaś przy koinwazjach następczych mają do czynienia każdorazowo z odrębną ich „porcją".

Jak wiadomo, także drogą dodatkowych opóźnionych inwazji tego samego gatunku, można uzyskać większą liczebność populacji, niż nawet przy 24 godzinnym kontakcie żywiciela z pasożytami (Michajłow, 1953).

Być może, chodzi tu także o pewne ułatwienie mechanicznego przedostawania się przez ścianki jelita uszkodzone w trakcie inwazji poprzedzającej przez haczyki embrionalne pasożytów.

6. Możliwość pokonywania bariery selekcyjnej w postaci działania soków trawiennych żywiciela, będąca jednym z elementów specyficzności układu „żywiciel-pasożyt", nie zmniejsza się przy koinwazjach następczych. Nie występuje więc w tym przypadku zwiększenie naturalnej odporności żywiciela w postaci silniejszego działania jego soków jelitowych na pasożyty.

II. Stosunki zachodzące w parazytocenozie złożonej z populacji larw *T. lucii* i *D. lanceolata*

Zależności zachodzące w parazytocenozach złożonych z populacji larw *T. lucii* i *D. lanceolata* zostały zbadane na podstawie 165 indywidualnych hodowli żywicieli, na tyle zaawansowanych, że dawały określony obraz sytuacji panującej w parazytocenozie.

Wyniki obserwacji zestawiono z danymi z literatury, dotyczącymi rozwoju populacji procerkoidów *T. lucii* w jamie ciała *C. vicinus* i *C. strenuus strenuus* (Michajłow, 1953) oraz populacji larw *D. lanceolata* w jamie ciała *C. strenuus strenuus* (Kisielewska, 1957). Wynika z nich, że przebieg rozwoju jednogatunkowej populacji larw obu gatunków tasiemców zależny jest od liczebności populacji. Liczebność ta nie ma bezpośredniego wpływu na przeżywanie poszczególnych osobników. Przegęszczenie populacji nie prowadzi do obumierania części składających się na nią osobników. Większa liczebność populacji procerkoidów *T. lucii* (powyżej 5 osobników) wpływa natomiast na zahamowanie wzrostu i rozwoju zarówno całej populacji, jak i poszczególnych osobników. Część osobników (10—50%) w populacjach przegęszczonych przekształca się w typowe procerkoidy z pewnym opóźnieniem (nie po 9, lecz po 11—15 dniach, zależnie od liczebności populacji), pozostałe zaś „dopędzają" je w czasie jeszcze późniejszym. Przy dużym przegęszczeniu populacji obserwuje się niekiedy powstawanie procerkoidów normalnie ukształtowanych, lecz dwukrotnie mniejszych od pochodzących z populacji nie przegęszczonych. Co się tyczy *D. lanceolata*, to u tego gatunku obserwujemy (w *C. strenuus strenuus* wiosną) również zróżnicowanie tempa rozwoju larw przy zagęszczeniu populacji wynoszącym powyżej 7—10 osobników, przy czym grupa złożona z 7—10 larw przekształca się w cerkocysty w tym samym czasie (9—11 dni), jak w populacjach nie przegęszczonych. Pozostałe opóźnione w rozwoju larwy przekształcają się w cerkocysty w 13—17 dni po inwazji. Przy liczebności populacji powyżej 14 larw spotyka się zazwyczaj kilka larw o jeszcze bardziej zahamowanym rozwoju.

Powyższe dane z literatury sprawdzono również na podstawie hodowli kontrolnych, które dały wyniki mieszczące się w ich ramach. Hodowle kontrolne *D. lanceolata* w *C. vicinus* dały wyniki podobne do cytowanych wyżej, a odnoszących się do *C. strenuus strenuus*. W związku z tym można przyjąć, że krytyczne zagęszczenie populacji, po którego przekroczeniu występują mniejsze lub

większe zakłócenia we wzroście i rozwoju populacji i poszczególnych osobników, wynosi dla *T. lucii* około 5, dla *D. lanceolata* — 7—10 larw.

W przypadkach równoczesnej koinwazji larw obu gatunków tasiemców chodziło o ustalenie, czy pojedyncze populacje, składające się na parazytocenozę jamy ciała żywiciela, a mniejsze od traktowanych jako przegęszczone, wywierają na siebie wzajemny wpływ i w jakim kierunku, jak się ten wpływ zaznacza w populacjach przegęszczonych, czy m. in. prowadzi do obumierania poszczególnych osobników obu czy jednej populacji. Podobne pytania odnoszą się także do koinwazji następczej, przy czym w grę tu wchodzą nadto takie czynniki, jak kolejność inwazji każdego gatunku oraz odstęp czasu pomiędzy pierwszą i drugą inwazją.

1. Koinwazje równoczesne

Omówione zostaną osobno wyniki dotyczące *C. vicinus* i *C. strenuus strenuus*.

a. Koinwazje równoczesne w *C. vicinus*

Dane dotyczą żywicieli, w których liczba larw *T. lucii* wahała się od 1 do 8, liczba larw *D. lanceolata* od 1 do 7. Łączna liczba larw obu gatunków pasożytów wahała się od 3 do 9. Najczęściej więc była ona mniejsza od krytycznej dla populacji obu gatunków, zaś w stosunku do *D. lanceolata* wyłącznie mniejsza. W jamie ciała żywiciela larwy obu gatunków tasiemców zachowują się odmiennie. Larwy *D. lanceolata* przez kilka dni pozostają związane z jelitem żywiciela. Gromadzą się one przeważnie wokół jego przedniego odcinka i są nieruchome aż do czasu wytworzenia skoleksa. Larwy *T. lucii* wpadają od razu do jamy ciała, leżą swobodnie i znajdują się w różnych jej odcinkach. Wykonują one samodzielne, często energiczne ruchy. Pomimo wielokrotnego oglądania tych samych żywicieli i ich parazytocenoz, a nawet śledzenia tą drogą losów poszczególnych indywidualnie wyróżnianych larw, nie stwierdzono obumierania larw wskutek przegęszczenia populacji. Ich liczba na początku i w końcu obserwacji była zawsze jednakowa. W czterech przypadkach, gdy liczba larw *T. lucii* w żywicielu wynosiła 1—2 i tyleż było larw *D. lanceolata*, w 10 dniu po inwazji, czyli w terminie normalnym dla rozwoju obu gatunków, znaleziono obok siebie prawidłowo ukształtowane procerkoidy i cerkocysty.

Przy łącznej liczebności populacji powyżej 4 osobników wystę-

powało zahamowanie wzrostu i rozwoju larw obu gatunków, jak również różnicowanie się ich populacji pod tym względem. W populacjach larw *T. lucii* występowało najczęściej równomierne zahamowanie wzrostu i rozwoju osobników.

Przykładowo: 1) W występujących obok siebie populacjach larw *T. lucii*, złożonej z 6 osobników i larw *D. lanceolata* złożonej z 3 osobników, w 5 dni po ich inwazji larwy *T. lucii* miały długość około 180 μ, a więc były niemal trzykrotnie mniejsze od obserwowanych w tym samym czasie w hodowlach kontrolnych. 2) W populacji złożonej z 8 larw *T. lucii* występujących obok 2 larw *D. lanceolata* w 7 dniu po koinwazji miały one długość około 250 μ. Zahamowanie wzrostu i rozwoju larw *T. lucii* występowało także wtedy, gdy liczebność ich populacji była znacznie niższa od krytycznej dla tego gatunku. I tak przykładowo: 1) W populacji złożonej z 3 larw *T. lucii*, występującej obok 1 larwy *D. lanceolata* w 9 dniu po koinwazji, długość osobników wynosiła około 300 μ, nie przekształciły się one w procerkoidy, podczas gdy w kontroli były już ukształtowane procerkoidy długości około 700—800 μ. 2) W populacji złożonej z 2 larw *T. lucii*, występującej obok 7 larw *D. lanceolata*, w 9 dniu po inwazji długość tych 2 osobników wynosiła odpowiednio 180 μ i 240 μ. 3) Jeden osobnik *T. lucii*, żyjący obok 6 larw *D. lanceolata* w 9 dniu po inwazji, miał długość około 400 μ, nie posiadał jeszcze cerkomeru i ciałek wapiennych. Podobnie sytuacja wyglądała w innych hodowlach indywidualnych.

Rozpatrując przebieg rozwoju populacji larw *D. lanceolata* w obecności larw *T. lucii* można było stwierdzić zahamowanie rozwoju i zróżnicowanie larw przy zagęszczeniach mniejszych od krytycznych dla tego gatunku, przy czym łączna liczba osobników obu populacji była również od niego mniejsza. I tak przykładowo: 1) W populacji złożonej z 4 larw *D. lanceolata*, rozwijającej się obok 4 larw *T. lucii*, w 5 dniu po inwazji była jedna larwa większa i bardziej posunięta w rozwoju, z lacuna primitiva oraz peryferycznie występującą zbitą warstwą komórek (postać z obwódką, Kisielewska, 1955—6), oraz 3 małe kuliste larwy; w 8 dniu po inwazji duża ta larwa miała cerkomer, skoleks i rostellum, a w 12 dniu przekształciła się w cerkocystę, podczas gdy pozostałe rosły wolno i nie miały jeszcze cerkomerów (w dniu tym larwy *T. lucii* nie przekroczyły długości 400 μ). 2) w populacji złożonej z 7 larw *D. lanceolata*, występujących obok 2 larw *T. lucii*, w 9 dniu po inwazji 3 spośród nich osiągnęły postać z obwódką i posiadały cerkomery, 4 zaś były małe, kuliste; w 19 dniu

po koinwazji obok jednej normalnej cerkocysty było 6 larw *D. lanceolata* na różnych wcześniejszych etapach rozwoju, oraz 2 larwy *T. lucii* o długości 300 μ. Podobnie sytuacja wyglądała w innych, z tego punktu widzenia badanych, hodowlach indywidualnych.

Rys. 1. 11 larw *Drepanidotaenia lanceolata* i 8 larw *Triaenophorus lucii* w jamie ciała *Cyclops strenuus strenuus*. 4 dzień po równoczesnej inwazji.

11 larvae of *Drepanidotaenia lanceolata* and 8 larvae of *Triaenophorus lucii* in the body cavity of *Cyclops strenuus strenuus*. 4th day after coinvasion.

b. Koinwazje równoczesne w *C. strenuus strenuus*

Pierwsza seria doświadczeń dotyczyła żywicieli pochodzących z różnych naturalnych zbiorników okolic Warszawy.

Dane dotyczą żywicieli, w których liczba larw *T. lucii* wahała się od 1 do 37, liczba larw *D. lanceolata* od 1 do 46. Łączna liczba larw obu pasożytów wahała się od 4 do 49. Larwy rozmieszczone były podobnie jak w jamie ciała *C. vicinus*.

Rys. 1 przedstawia parazytocenozę złożoną z 8 larw *T. lucii* i 11 larw *D. lanceolata*, zgrupowanych wokół przedniego odcinka jelita w 4 dniu po równoczesnej inwazji. Zagęszczenia populacji były na ogół większe niż w *C. vicinus*, toteż zjawiska zaobserwowane na tamtym materiale wystąpiły tu w sposób bardziej jaskrawy.

W ogromnej większości żywicieli nie stwierdzono obumierania larw pasożytów. Wyjątek stanowił osobnik zawierający w jamie ciała 37 larw *T. lucii* i jedną larwę *D. lanceolata*. Larwa ta osiągnęła w 9 dniu po inwazji postać z obwódką i cerkomerem, w 11 zaś zginęła i uległa rozpadowi, po czym w jamie ciała oczlika było przez parę dni widać pozostałe po niej luźne haczyki embrionalne. W tejże populacji *T. lucii* w 8 dniu po inwazji powstały 4 normalnie ukształtowane procerkoidy długości 350—400 μ, a więc niemal dwukrotnie mniejsze od rozwijających się w hodowlach kontrolnych; w 9 dniu liczba ich wzrosła do 7, w 11 dniu — do 10, w 12 dniu obok nich pojawiły się 3 normalnie ukształtowane procerkoidy o długości około 250 μ, a więc niemal trzykrotnie mniejsze od normalnych. W 15 dniu po inwazji obok 10 „połówkowych" procerkoidów zanotowano 4 procerkoidy o długości 250 μ. Pozostałe larwy były różnie zaawansowane w rozwoju, w tym 10 nie przekraczało 200 μ długości, a więc wzrost ich był silnie zahamowany, choć zaobserwować można było znaczne zróżnicowanie komórek ich ciała, zawierającego nadto po kilka drobnych ciałek wapiennych, co świadczy o pewnym zaawansowaniu rozwoju. Oczywiście tego zróżnicowania populacji larw *T. lucii* nie można w tym przypadku przypisać obecności jednej larwy *D. lanceolata*, która w dodatku uległa wczesnej zagładzie, lecz dużemu przegęszczeniu jednogatunkowej populacji. Nowym zjawiskiem jest tu występowanie ukształtowanych procerkoidów jeszcze mniejszych niż 400 μ (co uprzednio już notowano — Michajłow, 1953).

Zanotowano kilka przypadków występowania obok siebie normalnie rozwiniętych larw obu gatunków tasiemców w 10 dniu po

koinwazji przy łącznym zagęszczeniu obu populacji, wynoszącym 4—5 osobników.

W jednym przypadku w 11 dniu po koinwazji w jamie ciała oczlika znajdowało się 7 normalnych procerkoidów *T. lucii*, 1 cerkocysta *D. lanceolata*, 1 mniejsza larwa z obwódką i cerkomerem. Nawet w populacjach liczebnie dość dużych po czasie dłuższym od normalnego występowały procerkoidy i cerkocysty obok osobników silnie zahamowanych w rozwoju. I tak np. w 4 dniu po koinwazji odnotowano w jamie ciała żywiciela 3 larwy *T. lucii* długości ok. 200 μ i 9 małych kulistych larw *D. lanceolata;* w 7 dniu wszystkie 3 larwy *T. lucii* przekształciły się w normalne procerkoidy, 4 larwy *D. lanceolata* miały postać z obwódką i cerkomerami; w 12 dniu obok 3 procerkoidów były 2 cerkocysty, 2 larwy w postaci z obwódką i 5 małych kulistych larw. Zarówno procerkoidy jak i cerkocysty miały mniejszą od normalnej liczbę ciałek wapiennych.

Zahamowanie wzrostu i rozwoju larw występowało w *C. strenuus strenuus* na ogół przy większych liczebnościach populacji, niż w *C. vicinus*, jednakże przy koinwazjach miały miejsce nawet wtedy, jeżeli zagęszczenie populacji nie przewyższało lub nieznacznie przewyższało zagęszczenie krytyczne dla każdego gatunku z osobna. Przykładowo: 1) W 11 dniu po koinwazji populacja *T. lucii* składała się z 4 larw o długości około 200 μ, *D. lanceolata* — z 3 dość dużych larw w postaci z obwódką i cerkomerami; w 15 dniu — larwy *T. lucii* osiągnęły długość 250 μ, zaś larwy *D. lanceolata* przekształciły się w cerkocysty; w 15 dniu — długość larw *T. lucii* nieco wzrosła, nie przekształciły się one jednak jeszcze w procerkoidy. 2) W 7 dniu po koinwazji 5 larw *T. lucii* miało długość około 200 μ, obok były 3 larwy *D. lanceolata* w postaci z obwódką i cerkomerami.

Przy zagęszczeniach populacji znacznie wyższych od krytycznych dla każdego gatunku, zahamowania wzrostu i rozwoju są silniejsze. Przykładowo: 1) W 10 dniu po koinwazji obok 24 małych larw *T. lucii*, których długość wahała się od 150 μ do 180 μ, występowały 2 duże larwy *D. lanceolata* zaopatrzone już w skoleks i 3 mniejsze w postaci z obwódką. 2) W 2 dniu po koinwazji obok 3 larw *T. lucii* o długości około 180 μ — 200 μ, było 16 małych kulistych larw *D. lanceolata;* w 7 dniu — larwy *T. lucii* osiągnęły długość około 300—350 μ, 9 larw *D. lanceolata* osiągnęło postać z obwódką, 7 zaś niemal zupełnie nie powiększyło swych wymiarów.

Można było zaobserwować pewną „przewagę" larw *D. lanceolata* w mniej licznych populacjach nad larwami *T. lucii*, zwłaszcza w okresie gdy te pierwsze rosły silnie i kształtowały skoleks, co się tłumaczy prawdopodobnie silniejszym w tym czasie zużyciem przez nie pokarmu.

W *C. strenuus strenuus* Fischer, pochodzących z glinianek na Woli, o których wyżej wspomniano z okazji odbiegającego od normy przebiegu zarażenia, stosunki w parazytocenozie układały się odmiennie. W hodowlach kontrolnych spotykano wprawdzie niekiedy wykształcone procerkoidy *T. lucii* w 7 dniu po inwazji (1—2 okazy), jednakże podniesienie liczebności populacji do 3—4 osobników powodowało już zahamowanie rozwoju. W 11 dniu po inwazji notowano w populacjach złożonych z 3 osobników larwy długości 250—300 μ. Pojedyncze cerkocysty *D. lanceolata* zanotowano w 13 dniu po inwazji tylko w 1 przypadku na 25 zarażonych tym gatunkiem w tym samym czasie. Na ogół nawet pojedyncze larwy *D. lanceolata* były silnie zahamowane w rozwoju.

Zestawiając te dane z danymi dotyczącymi ekstensywności i intensywności inwazji tych żywicieli, musimy stwierdzić, że *C. strenuus strenuus* z glinianek na Woli stanowi względem *T. lucii* i *D. lanceolata* swoistą ekoformę, charakteryzującą się także silnym zahamowaniem rozwoju obu pasożytów, a zwłaszcza *D. lanceolata*.

Łączna liczebność populacji larw *T. lucii* i *D. lanceolata* w przypadkach koinwazji w tej formie wahała się od 2 do 10. Wykształconych cerkocyst i procerkoidów występujących jednocześnie nie zanotowano. Wzrost i rozwój obu populacji był silnie zahamowany. Przykładowo: 1) W 6 dniu po inwazji 4 larwy *T. lucii* miały po 250—300 μ długości, 2 drobne larwy *D. lanceolata* miały kształt kulisty; w 8 dniu — larwy *T. lucii* osiągały długość 350 μ; w 11 dniu — 450 μ; w 14 dniu — około 500 μ, larwy *D. lanceolata* przez ten czas zupełnie nieznacznie zwiększyły swoje wymiary; 2) W 12 dniu po inwazji 5 larw *T. lucii* miało długość około 450 μ, 1 larwa *D. lanceolata* była drobna, kulista; 3) W 12 dniu po inwazji 5 larw *T. lucii* miało długość około 450 μ, 3 larwy *D. lanceolata* osiągnęły postać z obwódką i cerkomerem, 2 pozostały niemal niezmienione. Odnosi się wrażenie, że *T. lucii* jest lepiej adaptowany do tej „formy" żywiciela i ma w związku z tym przy koinwazjach pewną „przewagę" nad *D. lanceolata*.

2. Koinwazje następcze

Obserwacje dotyczyły wyłącznie jednego gatunku żywiciela — *C. vicinus*.

a. Koinwazje w których pierwszeństwo miały larwy *T. lucii*

W parazytocenozach powstałych drogą inwazji larw *T. lucii* oraz — po dwóch dniach — dodatkowej inwazji *D. lanceolata*, obserwowano zjawiska podobne do występujących przy równoczesnej koinwazji obu gatunków. Jednakże w populacjach o liczebności mniejszej od krytycznej, rozwój larw *T. lucii* przebiegał na ogół w sposób nieco bardziej normalny mimo obecności larw *D. lanceolata* w jamie ciała żywiciela. I tak np. 1) W 8 dniu po inwazji (6 po inwazji *D. lanceolata*) obserwowano 2 ukształtowane procerkoidy *T. lucii* obok 3 larw *D. lanceolata* (postacie z obwódką); 2) W 8 dniu — 4 larwy *T. lucii* długości około 500 μ i 3 larwy *D. lanceolata* (postacie z obwódką); w 9 dniu — 2 normalne procerkoidy obok 2 mniejszych larw *T. lucii*; 3) W 9 dniu po inwazji (7 po inwazji *D. lanceolata*) — 5 larw *T. lucii* o długości około 450 μ, 3 larwy *D. lanceolata* w postaci z obwódką i 3 małe kuliste; w 13 dniu — 1 ukształtowany procerkoid *T. lucii* i 4 mniejsze, nie przekształcone, bez cerkomeru i ciałek wapiennych, długości około 500 μ; larwy *D. laceolata* nie wykazywały zmian.

Przy większym zagęszczeniu populacji larw *D. lanceolata*, pochodzących z koinwazji następczej, rozwój *T. lucii* był silniej zahamowany.

Obecność larw *T. lucii* w jamie ciała żywiciela wpływa na różnicowanie populacji larw *D. lanceolata* przy ich liczebności znacznie mniejszej od krytycznej dla tego gatunku. Przykładowo: w 14 dniu po inwazji *T. lucii* (12 po inwazji *D. lanceolata*), 5 larw pierwszego gatunku miało długość od 350 μ do 450 μ. Obok nich była jedna ukształtowana cerkocysta *D. lanceolata*, 5 larw w postaci z obwódką i jedna zupełnie mała, kulista.

Spośród hodowli indywidualnych, w których inwazja *D. lanceolata* następowała w 4 dni po inwazji *T. lucii*, jedynie 5 udało się utrzymać przez czas wystarczający, tak że nie dostarczyły one danych do odpowiednich wniosków. Zahamowanie rozwoju larw *D. lanceolata* wydaje się tu być większe niż w hodowlach kontrolnych. W 5 żywicielach w 9 dniu po inwazji *T. lucii* (5 po inwazji *D. lanceolata*) wszystkie larwy *D. lanceolata* (2—3) zupełnie nie wyrosły, co przypisać można obecności procerkoidów drugiego gatunku pasożyta (od 2 do 5 osobników).

b. Koinwazje w których pierwszeństwo miały larwy *D. lanceolata*

W parazytocenozach powstałych drogą inwazji larw *D. lanceolata* oraz — po 2 dniach — dodatkowej inwazji larw *T. lucii* przy zagęszczeniach mniejszych od krytycznych dla *D. lanceolata*, obserwowano powstawanie cerkocyst w normalnym czasie, jednakże zróżnicowanie populacji było większe niż w hodowlach kontrolnych. W 5 żywicielach obserwowano ukształtowane cerkocysty (1—2) oraz 3—5 larw *D. lanceolata* we wcześniejszych etapach rozwoju w 8—10 dniu po ich inwazji, obok nich znajdowały się larwy *T. lucii* w liczbie 1—8. Zahamowanie wzrostu i rozwoju larw *T. lucii*, pochodzących z koinwazji następczej po 2 dniach przy zagęszczeniu mniejszym od krytycznego, występowało w obecności larw *D. lanceolata* bardzo wyraźnie. Przykładowo: 1) W 7 dniu po inwazji *D. lanceolata* (5 po inwazji *T. lucii*) obok jednej cerkocysty była 1 larwa *T. lucii* o długości 150 μ; 2) W 6 dniu po inwazji *D. lanceolata* (4 dla *T. lucii*) obok 6 *D. lanceolata* (postacie z obwódką i cerkomerem) 4 larwy *T. lucii* miały około 180 μ, w 9 dniu długość ich wzrosła do 200 μ; 3) W 5 dniu po inwazji *D. lanceolata* (3 dla *T. lucii*) obok 2 larw *D. lanceolata* z obwódką i 8 małych, kulistych, znaleziono 2 larwy *T. lucii* długości po 150 μ, w 9 dniu (7 dla *T. lucii*) przekształciły się one w procerkoidy z cerkomerami, były jednakże dwukrotnie mniejsze od normalnych (około 350 μ).

Przy zagęszczeniach większych od krytycznego zakłócenia rozwoju dla obu gatunków były jeszcze silniejsze. Przykładowo: w 8 dniu po inwazji larw *D. lanceolata* obok ich populacji złożonej z 10 osobników na różnych etapach rozwoju, ale nie przekształconych w cerkocysty, było 12 larw *T. lucii* o długości zaledwie 150 μ — 160 μ, mimo że był to 6 dzień po ich inwazji.

W serii doświadczeń, przy których w 5 dniu po inwazji *D. lanceolata* następowała dodatkowa inwazja *T. lucii*, uwydatniła się wyraźna „przewaga" *D. lanceolata*. Przy zagęszczeniach populacji mniejszych od krytycznego dla *D. lanceolata* w 11—13 dniu po inwazji powstawały normalne cerkocysty, mimo że obok występowały populacje larw *T. lucii* (od 7 do 10 drobnych osobników). Natomiast rozwój larw *T. lucii* był silnie zahamowany. W 5—6 dniu po ich inwazji larwy *T. lucii* miały długość 180—200 μ, mimo że liczebność ich populacji była mniejsza od 5, zaś obok występowały 2—3 cerkocysty *D. lanceolata* lub duże larwy zaopatrzone w skoleks i rostellum. Przy większych zagęszczeniach populacji własnej *T. lucii* zahamowania wzrostu i rozwoju były jeszcze silniejsze. I tak przykładowo: obok 2 cerkocyst

D. lanceolata (14 dzień po inwazji) w 9 dniu po inwazji *T. lucii* było 12 drobnych (180—250 μ) larw tego gatunku. Rys. 2 ilustruje sytuację w jamie ciała *C. vicinus*, gdzie obok 2 dużych larw *D. lanceolata*

Rys. 2. 2 duże larwy *Drepanidotaenia lanceolata* zaopatrzone w rostellum i cerkomer (9 dzień inwazji) oraz 10 larw *Triaenophorus lucii* (4 dzień inwazji) w jamie ciała *Cyclops vicinus*.

2 large larvae of *Drepanidotaenia lanceolata* provided with rostellum and cercomer (9th day after invasion) and 10 larvae of *Triaenophorus lucii* (4th day after invasion) in the body cavity of *Cyclops vicinus*.

(9 dzień po ich inwazji), zaopatrzonych w skoleks, rostellum i cerkomer, widać 10 małych 4 dniowych larw *T. lucii* zahamowanych w rozwoju.

Silne zahamowanie wzrostu i rozwoju larw *T. lucii*, stykających się po inwazji z 5 dniowymi larwami *D. lanceolata*, tłumaczy się prawdopodobnie tym, że te ostatnie wchodzą wówczas w okres silnego wzrostu i intensywnego różnicowania ciała, na co obecność drugiego gatunku wpływa stosunkowo słabo.

Z danych, dotyczących koinwazji równoczesnych i następczych, można wyciągnąć następujące wnioski.

1. Przy koinwazjach larw *T. lucii* i *D. lanceolata*, zarówno równoczesnych jak i następczych, mogą w jamie ciała *C. vicinus* Ulj. i *C. strenuus strenuus* Fischer powstawać obok siebie normalnie ukształtowane procerkoidy i cerkocysty, prawdopodobnie inwazyjne w stosunku do dalszych, właściwych sobie żywicieli.

2. Przy największych obserwowanych zagęszczeniach populacji larw obu gatunków tasiemców w żywicielu pośrednim, w ogromnej większości przypadków nie dochodzi do zagłady poszczególnych osobników.

3. Populacje larw obu pasożytów wywierają na siebie wzajemny wpływ. Przy zagęszczeniach mniejszych od krytycznych dla każdego gatunku z osobna, a niekiedy nawet przy łącznym zagęszczeniu obu populacji mniejszym od krytycznego dla jednego gatunku (zwłaszcza jeśli chodzi o *D. lanceolata*), wpływ ten daje się wyraźnie zaobserwować. Larwy *T. lucii* reagują na obecność larw *D. lanceolata* zahamowaniem wzrostu i rozwoju całej populacji, nie usprawiedliwionym jej własną liczebnością, pewnym zróżnicowaniem wzrostu i rozwoju osobników, a także powstawaniem procerkoidów mniejszych od normalnych. Larwy *D. lanceolata* reagują zahamowaniem wzrostu i rozwoju części osobników, zróżnicowaniem pod tym względem populacji, wyodrębnieniem się grupy larw rozwijających się w normalnym tempie, która jednak jest mniej liczna niż w przegęszczonych populacjach kontrolnych tego gatunku. Występuje tu nadto częściej liczniejsza grupa larw silnie zahamowanych we wzroście i rozwoju.

4. Przy zagęszczeniach populacji znacznie większych od krytycznych dla każdego gatunku z osobna, zjawiska te występują w sposób bardziej jaskrawy. Formy reakcji populacji na przegęszczenie nie odbiegają przy tym od tych, jakie obserwuje się w populacjach jednego gatunku o liczebności większej od krytycznej. Można powiedzieć, że

jakościowa strona zjawisk obserwowanych w przegęszczonych populacjach jednego gatunku nie ulega zmianie w warunkach parazytocenozy złożonej, powstałej drogą koinwazji, natomiast strona ilościowa obserwowanych procesów ulega wyraźnej zmianie w kierunku ich pogłębienia. Mechanizmy, zapewniające niejako w końcowym efekcie rozwój jak największej liczby osobników w populacji każdego gatunku, działają tu mniej sprawnie.

5. Przy koinwazjach następczych pewną „przewagę" wyrażającą się w takim przebiegu procesów, jakby obecność drugiej populacji miała na nie mniejszy wpływ, wykazują populacje gatunku, który wcześniej opanował żywiciela, i to im wcześniej się do niego dostał. Dotyczy to zwłaszcza larw *D. lanceolata* w ogóle, w szczególności wtedy, gdy inwazja *T. lucii* następuje w okresie ich rozwoju, cechującym się silnym wzrostem i różnicowaniem się budowy. Jednocześnie we wszystkich przypadkach koinwazji następczej, niezależnie od czasu i kolejności inwazji, zaznacza się mniejszy lub większy wpływ obecności populacji jednego gatunku na populację gatunku drugiego.

6. Ogólnie biorąc, warunki wzrostu i rozwoju, a także możliwość osiągnięcia końcowej postaci rozwojowej w danym żywicielu pośrednim, są gorsze przy koinwazji obu gatunków tasiemców niż przy podobnej pod względem liczebności inwazji jednego gatunku. Z punktu widzenia uzyskania szans dalszego rozwoju maksymalnej liczby osobników każdego gatunku możemy więc tu stwierdzić istnienie stosunków o charakterze konkurencji międzygatunkowej. Jeśli silne przegęszczenie populacji jednogatunkowych, mimo pewnych procesów wyrównawczych („dopędzanie się" procerkoidów *T. lucii* w rozwoju, powstawanie drobniejszych, lecz normalnie ukształtowanych procerkoidów), może w pewnym stopniu obniżać szanse zamknięcia cyklu rozwojowego pojedynczego osobnika, to w parazytocenozie złożonej z populacji 2 gatunków zjawiska te występują z większą ostrością i w sposób bardziej jaskrawy. O „przewadze" jednego gatunku nad drugim może decydować stopień jego adaptacji do żywiciela, liczebność jego populacji, wcześniejsze opanowanie żywiciela oraz charakterystyczne cechy poszczególnych okresów rozwoju (intensywniejszy wzrost i organogeneza na pewnych jego etapach).

Adres autora:
Zakład Parazytologii PAN
Warszawa, Pasteura 3

LITERATURA

1. Guttowa A. — O inwazyjności onkosfer *Triaenophorus lucii* (Müll.) i jej zmienności. Acta Parasit. Polon., III, 19, 1955.
2. Kisielewska K. — Badania nad rozwojem larw *Drepanidotaenia lanceolata* (Bloch) w żywicielu pośrednim. Acta Parasit. Polon., III, 16, 1955.
3. Kisielewska K. — O stosunkach wewnątrzpopulacyjnych u larw *Drepanidotaenia lanceolata* (Bloch) w niektórych żywicielach pośrednich. Acta Parasit. Polon., V, 4, 1957.
4. Michajłow W. — Les adaptations graduelles des Copepodes comme premièrs hôtes intermediaires de *Triaenophorus nodulosus* Pall. Ann. de Parasitologie, X, 4, 1932.
5. Michajłow W. — O stosunkach wewnątrzgatunkowych w populacjach procerkoidów *Triaenophorus lucii* (Müll.). Acta Parasit. Polon., I, 1, 1953.
6. Michajłow W. — Dalsze dane o biologii pasożyta *Copepoda — Astasia cyclopis* Michajłow, 1956 *(Flagellata)*. Acta Parasit. Polon., V, 23, 1957.

SUMMARY

The infra-species relations in populations of larvae of tapeworms living in the body-cavity of *Copepoda* have so far been examined on the example of the procercoids *Triaenophorus lucii* (Müll.) (Michajłow, 1953) and of the cercocysts *Drepanidotaenia lanceolata* (Bloch) (Kisielewska, 1957). Similar examinations of one of the components of the parasitocoenosis of some *Copepoda* — protozoa parasitic in their intestine — have been made on the example of the flagellate *Astasia cyclopis* Michajłow (Michajłow, 1957). The explanation of relations and dependencies occurring in one-species populations of definite parasites makes it possible to examine the phenomena taking place in hosts dominated by several of the same parastic species at one time and to explain mutual relations between populations representing these species at the same time in the organism of the host.

The present work opens an intended series of works on the subject. It is limited to two tapeworm species distant from each other in the system and belonging to two orders of *Cestoda*, viz. *Pseudophyllidea (Triaenophorus lucii)* and *Cyclophyllidea (Drepanidotaenia lanceolata)*.

Material and method

The experiments were made in the months of April and May of 1953, 1956 and 1957. That they were made in the same season (spring) was important because it largely excluded variations in the extensity and intensity of invasion occurring with changes of the season as a result of the action of phenological factors, which, as was proved in reference to *D. lanceolata* (Kisielewska, 1957) affect the course of invasion in a definite way. The coriacidia *T. lucii* came from eggs taken from mature tapeworm specimens found in the intestine of pike sold in a Warsaw market. The eggs were kept in conditions ensuring a high invadability of the larvae (Guttowa, 1955—6). The eggs of *D. lanceolata* came from tapeworms taken from the intestine of geese in Lublin or the Nacpolsk, Płońsk farm. The *Copepoda* used in the experiments were caught in water near Warsaw. Two species of *Copepoda* were taken into consideration: *Cyclops strenuus strenuus* Fischer and *Cyclops vicinus* Ulj. The former is one of the chief intermediate hosts of both *T. lucii* (Michajłow, 1932) and *D. lanceolata* (Kisielewska, 1955—6). It is also one of *T. lucii C. vicinus* Ulj. (Michajłow 1932; 1953), which, as it has proved gets strongly invaded also by *D. lanceolata* larvae in the course of the experiments. This allows us to treat the results of the experiments exclusively from the point of view of mutual relations between the parasites entering a „host-parasite" system of a specificity we know. The experiments aimed at (1) ascertaining the possibility of simultaneous and successive co-invasion in both parasites; (2) determining the presence and character of relations between the populations of both parasitic species developing in the same host as a result of a co-invasion. The first purpose was served by observation of specimens coming from heavily invaded cultures of *Copepoda* of which nine were kept. To observe the development of each of the populations of parasites in the body cavity of cyclops individual cultures of invaded specimens were kept and the same specimens were repeatedly observed through the microscope. 228 individual cultures were kept in all. At the same time, control cultures were kept in which *Copepoda* were invaded with one of the species examined. The results were compared with the abundant data on these species of *Copepoda* and tapeworm in various publications (Michajłow, 1953; Kisielewska, 1957).

I. The possibility and course of the co-invasion of *T. lucii* and *D. lanceolata*

The experiments made with *C. vicinus* Ulj. and *C. strenuus strenuus* Fischer as hosts discussed separately. Simultaneous as well as successive co-invasions were taken into consideration. In the successive co-invasions, those were taken into consideration in which *T. lucii* had the priority, while *D. lanceolata* invasion followed after one day and after four days and those in which *D. lanceolata* had the priority, while *T. lucii* invasion followed after one day and after five days.

The following conclusions were drawn from these experiments:

(1) Co-invasions, both simultaneous and successive, are always possible, irrespective of their order and the interval between the first and second invasions.

(2) The extensity of either of the tapeworm species in co-invasions in the combinations examined and the extensity of the co-invasion of both species together do not essentially differ from the control specimens of both host species. A fall in the extensity of *D. lanceolata* invasion (down to 20%) observed in one series on the fourth day after *T. lucii* invasion may be accidental in character, or it might have been due to the condition of eggs used for the experiments (which came from one tapeworm specimen and were used exceptionally on the seventh day after the removal, when a drop in the invadability of embryos might have occurred before).

(3) In the successive co-invasion of *T. lucii* and *D. lanceolata* in *C. vicinus* the higher intensity of the former species may be due to the mobility of its ciliated larvae.

(4) The combined intensity of invasion at the simultaneous co-invasion in *C. vicinus* is somewhat lower than the intensity of invasion for either tapeworm species in the control culture. It is higher in *C. strenuus strenuus* than in *C. vicinus* and higher than in the control culture. This may reflect some differences in the behaviour of both hosts when taking food.

(5) The combined intensity of invasion in *C. vicinus* is generally higher in successive co-invasions in various combinations (particularly when *D. lanceolata* invasion has the priority) than in a simultaneous co-invasion, and sometimes even higher than in the control culture. This is probably due to the cyclops eating a small

number of larvae and eggs at one time, while in successive co-invasions they meet with a different „portion" of them each time.

As is known populations larger even than those obtained through a 24-hour contact of the host with parasites may be reached also by additional delayed invasions with the same species (Michajłow, 1953).

Also plausible is a certain facilitation of mechanical penetration through the walls of the intestine damaged during a previous invasion by the embryonic hooks of the parasites.

(6) The possibility of overcoming a selection bar in the form of the action of the digestive juices, one of the elements of the specificity of the „host-parasite" system, does not decrease in successive co-invasions. Accordingly, there is no increase in the natural resistance power of the host in the form of a stronger effect of his intestinal juices on parasites.

II. Relations in a combined parasitocoenosis of *T. lucii* and *D. lanceolata* larvae

The relations occurring in parasitocoenoses consisting of populations of *T. lucii* and *D. lanceolata* larvae were examined on the evidence of 165 individual cultures of hosts advanced enough to give a definite idea of the situation in a parasitocoenosis.

The results of the observations were compared with data from works on the development of populations of *T. lucii* procercoids in the body cavity of *C. vicinus* and *C. strenuus strenuus* (Michajłow, 1953) and of populations of *D. lanceolata* larvae in the body-cavity of *C. strenuus strenuus* (Kisielewska, 1957).

The data from the literature on the subject were checked against the control cultures, which gave results within their limits. The *D. lanceolata* control cultures in *C. vicinus* gave results similar to those quoted above referring to *C. strenuus strenuus*. In this connection it may be assumed that the critical congestion of a population, beyond which smaller or larger disturbances appear in the growth and development of the population and of single specimens amounts to about 5 larvae for *T. lucii* and 7 to 10 for *D. lanceolata*.

In the cases of a simultaneous co-invasion of larvae of both tapeworm species, it was attempted to find out whether the single populations making up the parasitocoenosis of the body-cavity of the host and smaller than those regarded as over-congested exert a mutual influence upon each other and in what direction, what the

influence was like in over-congested populations and whether, among other things, it brings about the death of single specimens of both or one of the populations. Similar questions apply to the successive co-invasions, additional factors being here at work such as the order of the invasion of each of the species and the interval between the first and second invasions.

Separately discussed are the experiments with *C. vicinus* Ulj. and *C. strenuus strenuus* Fischer as hosts. The representatives of the latter species occurring in clay-pits in Wola, Warsaw behaved, in respect to the extensity and intensity of the invasion of both tapeworm species, differently from those coming from other bodies of water near Warsaw. As the development of larvae was different in them as well, the autor supposes that he has to do with a certain ecological form of host, differing from others in its relation to the parasites examined. The question of similar relations between parasitological indication and some local forms of host calls for further examination.

If the present observations were confirmed also in reference to other species of *Copepoda* and tapeworms and to other ecological conditions, not only the species of *Copepoda,* but also its sex, development form (age), time of occurrence, and possibly, if we may call it so, its parasitological ecoform should be taken into consideration in the future whenever „host-parasite" systems (groups of hosts, their definition as principal or subsidiary) are characterized.

Simultaneous as well as successive co-invasions were taken into consideration. In the successive co-invasions those were taken into consideration in which *T. lucii* had the priority, while *D. lanceolata* invasion followed in two to four days and those in which *D. lanceolata* had the priority, while *T. lucii* invasion followed in two to five days.

The following conclusions were drawn from the findings reached during the observations:

(1) In both simultaneous and successive co-invasions of *T. lucii* and *D. lanceolata* larvae, normally shaped procercoids and cercocysts, probably invasional in relation to further hosts proper to either, may appear beside each other in the body-cavity of *C. vicinus* Ulj. and *C. strenuus strenuus.*

(2) In the greatest observed congestions of populations of larvae of both tapeworm species in the intermediate host, no death of single specimens occurs in most cases.

(3) Populations of larvae of both parasites influence each other. This influence may be clearly seen in congestions lower than critical for each separate species and sometimes even in a combined congestion of both populations lower than critical for one species (particularly in respect to *D. lanceolata*). The reaction of *T. lucii* larvae to the presence of *D. lanceolata* larvae consists in a delayed growth and development of the whole population unwarranted by its numerousity, in a certain differentiation in the growth and development of specimens and also in the appearance of procercoids larger than normal. The reaction of *D. lanceolata* larvae consists in a delayed growth and development of a proportion of specimens, in a differentiation of the population in this respect, in the appearance of a group of larvae developing at a normal rate, a group smaller than such a group in the over-congested control populations of the species. Moreover a more numerous group of larvae strongly checked in growth and development occur here more often.

(4) In congestions of populations considerably higher than critical for each separate species, these phenomena are more distinct. Forms of the reaction of a population to over-congestion do not differ from those observed in populations of one species of a congestion higher than critical. It may be maintained that qualitatively, the phenomena observed in over-congested populations of one species do not change in a compound parasitocoenosis resulting from a co-invasion, but the quantitative aspect of the processes observed undergoes a distinct change. The factors ensuring ultimately as it were the development of the greatest possible number of specimens of each species operate here less efficiently.

(5) In successive co-invasions, a certain „predominance" reflected in the processes occurring so as if the presence of another population influenced them less is shown by the populations of the species which had been the first to dominate the host, the „predominance" being te greater, the sooner it had invaded the host. This applies particularly to *D. lanceolata* larvae in general, and especially when *T. lucii* invasion occurs during a stage of their development marked by rapid growth and the differentiation of their structure. At the same time, in all cases of successive co-invasion irrespective of the time and order of invasion, a varying influence may be observed of the presence of the population of one species on that of another.

(6) By and large, conditions of growth and development and the expectation of final development form in a given intermediate host are poorer in co-invasion by both tapeworm species than in a numerically similar invasion by one species. From the point of view of the expectation of further development of the specimens of either species, we can distinguish here relations of the nature of inter-species competition. While a strong over-congestion of one-species population may to some extent lower the chances of the completion of the development cycle of a single specimen, despite certain compensative processes (*T. lucii* procercoids catching up in development, the appearance of smaller but normally shaped procercoids), these phenomena occur with more sharpness and more strikingly in a parasitocoenosis consisting of two-species populations. The „prevalence" of one species over the other may be decided by the degree of its adaptation to the host, the size of the population, a sooner domination of the host and the characteristic features of various development stages (more intense growth and organogenesis at some of its stages).